Sur le tégument des Oribates.

Par F. Grandjean.

Pour désigner les diverses couches dont le tégument de leurs Acariens est formé les Oribatologues n'ont guère à leur disposition que la terminologie de Michael, elle-même empruntée à Huxley. Michael distingue 3 couches : une externe incolore, chitinisée et très mince, l'*epiostracum*, une centrale colorée, fortement chitinisée [1] et de beaucoup la plus épaisse, l'*ectostracum*, et une interne composée des cellules qui ont édifié les 2 autres couches, l'*endostracum* (**1**, p. 111 à 113).

Dans cette énumération le cérotégument, couche plus externe que l'epiostracum, ne figure pas. Michael l'a cependant très bien vu chez plusieurs espèces d'Oribates. Il nous dit par exemple, à propos de *Tectocepheus velatus*, que cet Acarien, quand il est adulte, est recouvert d'une couche terne et granuleuse, que cette couche est facile à faire disparaître par le frottement, qu'elle s'en va par lambeaux au cours de la vie sans que l'animal paraisse en souffrir, et que les zones dépouillées laissent voir sous elles une surface brillante. Tout cela est vrai et la couche qui s'enlève est le cérotégument, la surfacc brillante étant celle de l'epiostracum.

Michael, malheureusement, qualifie d'epiostracum, chez *Tectocepheus*, la couche qui s'enlève. La surface brillante est pour lui celle de l'ectostracum. Comme il ne fait pas la même erreur chez d'autres Oribates, son epiostracum est mal défini. C'est tantôt le véritable epiostracum et tantôt le cérotégument. Dans le premier cas d'ailleurs, s'il y a un cérotégument, Michael ne le considère pas comme une partic normale de l'ectosquelette mais plutôt comme une singulaiité particulière à certaines espèces.

Nomenclature. — Reconnaissons que le cérotégument ne se substitue jamais à l'epiostracum et ne peut que le recouvrir. Remplaçons endostracum par *hypoderme* afin de réserver la désinence en « ostracum » aux couches chitineuses non vivantes, non organisées. Nous avons alors successivement, de l'extérieur à l'intérieur, le *cérotégument, l'epiostracum*, l'*ectostracum* et l'*hypoderme*. Le squelette externe, ou exosquelette, ou ectosquelette, ou test, est la somme des 3 premières couches. Deux d'entre elles, l'epiostracum et l'ectos-

1. C'est-à-dire scléritisée, durcie. Un tégument souple et incolore est pour Michael faiblement chitinisé.

tracum forment ensemble le *tégument proprement dit*, ou *tégument chitineux*, ou squelette chitineux Au lieu de tégument chitineux on peut dire *cuticule chitineuse*, ou plus simplement *cuticule*. J'emploie le mot cuticule dans ce sens. « Cuticule » peut aussi être substitué à « ostracum ». L'*épicuticule* et l'*ectocuticule* sont l'epiostracum et l'ectostracum, respectivement. La peau est le tégument proprement dit, avec ou sans l'hypoderme.

La même nomenclature convient à toutes les stases. Ce que je dis du tégument dans ce travail s'applique indifféremment aux adultes, aux nymphes et aux larves.

Cuticule ou tégument proprement dit. — L'ectostracum est la couche la plus épaisse. Il est primitivement incolore et facilement déformable s'il n'est pas scléritisé. Par la scléritisation, qui est locale et d'origine secondaire, il devient jaunâtre ou brun, plus dur, plus ou moins rigide, et même cassant. Il est poreux à certains endroits, ou partout (aires poreuses respiratoires à pores visibles dans les sclérites, pores invisibles donnant passage au cérotégument, etc...). Ses gros pores sont peut-être occupés par des prolongements cytoplasmiques de l'hypoderme. Dans la plupart des cas, en particulier dans les parties scléritisées, on distingue facilement 2 couches ectostracales ; la supérieure étant plus réfringente, plus colorée, et l'inférieure de moindre indice, incolore ou presque.

L'epiostracum est la partie essentielle du tégument, celle qui ne peut manquer nulle part. Il est mince, souple, élastique, incolore, et il enveloppe tout l'animal sans changer sensiblement d'épaisseur et de caractères. Il recouvre l'ectostracum. Les gros pores de celui-ci s'arrêtent à son contact. Il est dépourvu de porosité visible, à quelques exceptions près. Les gaz de la respiration doivent cependant le traverser, et aussi, à l'état fluide, la matière qui se solidifie au contact de l'air et qui constitue le cérotégument.

Le squelette chitineux se déforme suivant des zones qui sont fréquemment appelées de « déchitinisation » ou qui sont qualifiées de « membranes » (membranes synarthrodiales). Ces termes ne sont pas heureux. Les articles des pattes, par exemple, ne sont pas liés par des membranes, mais par une cuticule différenciée généralement épaisse. Pour employer à bon droit le mot « déchitinisation », lequel ne peut vouloir dire que « descléritisation », il faut être sûr qu'une scléritisation a eu lieu préalablement. Or, le plus souvent, la zone déchitinisée n'est qu'une zone ayant échappé à la scléritisation. Il est préférable de l'appeler *ascléritеuse*, ce qui ne préjuge rien.

L'epiostracum et l'ectostracum adhèrent fortement l'un à l'autre. En bordure étroite de certains sclérites, un intervalle très net existe cependant entre les deux couches et il ne semble occupé que par le plasma sanguin.

L'acide lactique chaud est susceptible de provoquer chez certains Oribates, dans les régions non scléritisées de l'ectosquelette, un décollement de l'epiostracum. Entre cette couche et l'ectostracum des poches pleines de liquide apparaissent et s'agrandissent. Ce phénomène, qui est d'origine osmotique, est gênant, mais on peut aussi en profiter pour l'étude de la structure tégumentaire.

Cérotégument. — Le cérotégument, couche la plus superficielle, est de grande importance chez les Oribates, bien qu'il soit accessoire, non nécessaire à la vie. Il peut être arraché sans blessure, comme le vêtement d'un homme. Il est additionnel, formé par exsudation à travers le tégument chitineux. L'exsudation peut avoir lieu tout entière au cours de la période pupale, quand la cuticule encore inachevée est plus perméable, ou bien continuer au cours de la vie active, après l'éclosion [1].

La couche cérotégumentaire existe en tous les points de la surface du corps, les pattes comprises, chez de nombreux Oribates. Elle n'est que locale sur d'autres. Sur d'autres encore elle paraît manquer partout. Manque-t-elle vraiment ? Je dirai seulement ici qu'il ne faut pas se fier aux apparences. Les Oribates supérieurs à surface brillante semblent dépourvus de cérotégument et ce n'est pas vrai, car la plupart d'entre eux, sinon tous, en ont dans leur région pleurale, au-dessus des pattes.

La matière qui constitue les cérotéguments habituels est tendre, à peu près incolore, translucide, un peu trouble par défaut d'homogénéité ou de compacité. Autrefois je l'ai appelée l'*enduit*, la *matière sécrétée*, la matière ou la couche *additionnelle*. En introduisant en 1936, pour la désigner, le mot « cérotégument » (**2**, p. 37), j'ai supposé que cette matière était de nature cireuse, non chitineuse. Divers essais ultérieurs, et notamment ceux que j'ai faits en 1949 sur *Gymnodamaeus craterifer* (**5**, p. 547 à 549), ont confirmé cette opinion.

Le réactif le plus commode et le plus crucial, pour distinguer le cérotégument de la cuticule chitineuse, est l'eau de Javel. A froid la cuticule est rapidement et complètement dissoute, tandis que le cérotégument est inattaqué.

Le cérotégument des Oribates a des aspects et des caractères extrêmement variés. Je parle plus loin des cérotéguments exceptionnels. Les autres, selon les espèces et les âges, sont très minces ou très épais, avec tous les intermédiaires. Ils sont généralement plus minces aux stases immatures que chez les adultes, mais il y a des exceptions. Ils dessinent ou non des protubérances, des côtes, des alvéoles, etc... Leur surface est tantôt lisse et tantôt granuleuse

1. J'appelle éclosion le moment où l'animal, à une stase quelconque, quitte la peau de la stase précédente.

ou épineuse. Ses inégalités peuvent aussi être cylindriques, molles, allongées et dans ce cas le cérotégument peut être qualifié de filamenteux ou de cotonneux.

Un cas très commun est celui du cérotégument perlé, ou pseudopulvérulent. La couche proprement dite, celle qui adhère à la cuticule, est alors très mince et ne se remarque guère, car elle est partout recouverte par des protubérances en forme de globules sphériques. Les globules sont attachés à la couche, mais par une petite surface, de sorte qu'ils paraissent indépendants et comparables à des grains d'une poussière qui serait venue de l'extérieur. Certains globules ne sont fixés qu'à d'autres globules qu'ils touchent à peine et dont ils ne peuvent cependant pas se détacher spontanément. La base des poils et des solénidions est souvent recouverte par les mêmes globules. Une gaîne perlée monte plus ou moins haut le long de ces phanères, ou même les recouvre en totalité, les faisant paraître beaucoup plus épaisses.

Il est très important, quand on décrit un Oribate, de distinguer à sa surface ce qui est cérotégumentaire et ce qui appartient à la cuticule, c'est-à-dire au tégument chitineux. Certaines ornementations disparaissent quand on enlève le cérotégument et d'autres subsistent, plus atténuées en général. Il arrive aussi que l'on trouve, sous le cérotégument orné d'une certaine manière, une cuticule ornée d'une manière très différente.

Il faut tenir compte, en outre, de l'âge des individus. Les vieux peuvent avoir perdu par frottement leur couche cérotégumentaire et les jeunes peuvent ne l'avoir pas encore acquise.

L'acide lactique est précieux pour ce genre d'étude. Sous son action, à chaud, le cérotégument s'amollit et il perd en général son adhérence à l'epiostracum, de sorte qu'on l'enlève sans difficulté avec un pinceau ou une aiguille, s'il ne s'est pas détaché de lui-même. L'epiostracum sous-jacent, absolument propre, est mis à nu [1]. En même temps qu'il perd son adhérence le cérotégument devient beaucoup plus transparent et il ne cache plus, en lumière transmise, les détails de la cuticule. Il gonfle en outre, de sorte que son indice est abaissé, tandis que la cuticule chitineuse garde à peu près la même réfringence. Observés dans l'acide lactique les contours cérotégumentaires sont pâles après la cuisson et ceux de la cuticule sont aussi accusés qu'auparavant, ou presque. Le contraste est grand entre les deux sortes de contours et le résultat cherché, celui de ne pas confondre le cérotégument avec la cuticule proprement dite, est atteint.

J'ai parlé plus haut de cette confusion a propos de MICHAEL et de

1. Je rappelle aussi que la perte d'adhérence peut être obtenue à froid par le chloroforme, sans changement physique apparent de la couche cérotégumentaire (**5**, p. 549).

Tectocepheus. Michael n'est pas seul à l'avoir faite et je me demande si elle n'a pas défavorisé injustement l'emploi de l'acide lactique dans la technique des préparations. Il est logique en effet, si l'on prend la couche cérotégumentaire pour l'epiostracum, couche chitineuse, d'en conclure que l'acide lactique altère fortement la chitine, qu'il est capable de changer la microsculpture superficielle de la cuticule, et que, par conséquent, on ne peut avoir confiance en lui. La vérité est que l'acide lactique chaud, surtout si l'on va jusqu'à l'ébullition, a l'inconvénient de provoquer dans certains cas des déformations de l'animal, et qu'il modifie un peu la chitine puisqu'il la rend plus souple, mais il ne la corrode jamais.

En lumière réfléchie, à faible grossissement, sur fond noir (**4**, p. 363), la couche cérotégumentaire ne se voit pas quand elle est mince, à condition qu'elle soit presque lisse, ou n'ait que des inégalités distantes et minuscules. Le tégument chitineux transparaît dans ce cas avec sa couleur propre et le pouvoir réflecteur de la surface n'est pas diminué d'une manière appréciable. Un cérotégument plus épais et plus trouble change l'éclat qu'aurait sans lui la cuticule et un reflet qui serait brillant n'est plus que luisant ou même simplement lustré. Les inégalités superficielles du cérotégument augmentent la quantité de lumière blanche diffusée et elles empêchent en partie les rayons incidents de pénétrer jusqu'à la cuticule. Elles font donc perdre à celle-ci un peu de son éclat et de sa couleur. Elles agissent d'autant plus, naturellement, qu'elles sont plus serrées et plus saillantes, c'est-à-dire d'autant plus que leur surface totale (celle de contact entre le cérotégument et l'air, en suivant toutes les inégalités) est plus considérable. Quand cette surface est énorme, ce qui arrive dans certaines structures, la cuticule est optiquement supprimée et l'animal, s'il est bien éclairé et sec, est d'un blanc de craie.

Je suppose, dans ce qui précède, que la couche cérotégumentaire adhère à la cuticule. Lorsqu'elle s'en sépare à certaines places, accidentellement ou non, une lame d'air pénètre dans l'intervalle et sur cette lame la lumière incidente se réfléchit totalement. La lumière qui provient de ces places, à travers le microscope, est blanche car elle n'a traversé que le cérotégument. Ailleurs le phénomène de réflexion totale ne joue pas et la surface peut réfléchir une lumière ayant la couleur de la cuticule. Certaines espèces de *Pelops*, à la stase adulte, montrent cela extrêmement bien. Elles sont brunes mais elles blanchissent en vieillissant parce que leur cérotégument se décolle.

Cérotéguments exceptionnels ou anormaux. — Pour le moment nous en connaissons de 4 sortes :

1. Les cérotéguments exceptionnels par leur masse et leur structure. L'exemple le plus remarquable de ce cas est celui de *Gymnodamaeus craterifer*. Je l'ai décrit en détail dans un travail récent (**5**, pp. 545 à 551, fig. A à D).

2. Le cérotégument de *Saxicolestes auratus*, formé d'écailles polygonales contiguës, à reflets métalliques (**6**, p. 25 à 27, fig. 6 C).

3. Les cérotéguments lisses, durs, compacts, fortement colorés, comme celui d'*Ameronothrus marinus* (**3**, p. 167).

4. Les cérotéguments du type *Trimalaconothrus*, couvrant l'animal d'une carapace biréfringente et poreuse qui se sépare, sous l'action de l'acide lactique chaud, en plusieurs pièces, chaque pièce étant semblable à un bouclier de la cuticule.

Cérotégument du type TRIMALACONOTHRUS. — J'ai examiné de nouveau, à l'occasion du présent travail, le cérotégument de *Trimalaconothrus*. En 1936 (**2**, p. 50), lorsque j'ai signalé l'étrange dédoublement de l'ectosquelette chez les Malaconothridés, je n'ai pas osé dire que la partie qui est à l'extérieur, dans ce dédoublement, est la couche cérotégumentaire. Cette couche, en effet, par au moins 3 caractères importants diffère, beaucoup des cérotéguments ordinaires :

Elle en diffère d'abord parce qu'elle se divise avec la plus grande facilité en *boucliers* dont la consistance, ou la rigidité, est comparable, malgré le chauffage dans l'acide lactique, à celle des boucliers de la cuticule. Du notogaster, par exemple, on détache un bouclier dorsal qui double le notaspis et deux boucliers latéraux symétriques qui doublent les pleuraspis. On détache de même un bouclier prodorsal et d'autres, plus petits, qui reproduisent les plaques ventrales, anales, génitales, les épimères, le dessous du capitulum, les articles des pattes. Chacun de ces boucliers cérotégumentaires est au premier abord une copie exacte du bouclier ou du sclérite de la cuticule contre lequel il était appliqué avant le dédoublement, sauf en ce qui concerne les phanères. Un poil, ou un solénidion, reste fixé à la cuticule, naturellement, et il est représenté sur un bouclier cérotégumentaire par un trou. Le trou est rond et il a exactement le diamètre du poil à sa base. Pour qu'un bouclier cérotégumentaire se sépare complètement de la cuticule il faut que chacun des poils qui le traversaient soit capable de passer d'un bout à l'autre par ce trou [1].

La couche cérotégumentaire existe sur tout l'animal, les organes manducatoires exceptés, et peut-être aussi les palpes ou du moins leur extrémité. On l'observe même entre les articles des pattes, à la surface de la cuticule synarthrodiale.

Sur l'animal vivant ou conservé dans l'alcool, les boucliers cérotégumentaires ne sont pas séparés les uns des autres. Ils sont réunis

1. Le désenfilage du bouclier exige donc, pour avoir lieu sans rupture du poil, que le poil ait son plus grand diamètre à sa base. Cette condition est remplie par les espèces de *Trimalaconothrus* et de *Malaconothrus* que j'ai vues, leurs poils étant fins et effilés. Elle ne le serait pas si les poils étaient en massue, mais peut-être n'existe-t-il aucun Malaconothridé à poils en massue. Il est d'ailleurs peu probable qu'au cours de la vie, chez ces Orihates, des boucliers cérotégumentaires se détachent. Ces boucliers étaient présents au complet chez tous les individus que j'ai observés.

par des zones étroites où le cérotégument est plus mince, moins résistant, constitué d'une autre manière. La séparation se fait par ces zones dans le traitement à l'acide lactique, spontanément ou lorsqu'on la provoque. Entre le notaspis et les pleuraspis par exemple, de chaque côté, la carène latérale du notogaster est une de ces zones.

Indépendamment des zones minces qui les délimitent, les boucliers cérotégumentaires ont des épaisseurs inégales. Ceux des pattes sont peu épais et, corrélativement, assez mous. En avant, sur le tectum rostral, le bouclier du prodorsum est beaucoup moins épais qu'en arrière.

La copie morphologique, par le cérotégument, d'un bouclier cuticulaire, n'est exacte qu'en première approximation. Les boucliers cérotégumentaires peuvent avoir une microsculpture de surface consistant en saillies granuleuses ou pointues et sous eux la cuticule est lisse. Cela se voit bien à certains endroits, sur certaines espèces, notamment sur le prodorsum, devant les poils lamellaires, et surtout aux pattes. Les nodosités des fémurs par exemple, très fortes dans le genre *Trimalaconothrus*, sont des formations cérotégumentaires.

Lorsqu'on regarde en coupe transversale un bouclier cérotégumentaire on constate que ce bouclier est traversé de *canalicules* qui sont perpendiculaires aux bords de la coupe, c'est-à-dire à la surface du bouclier. Par ce caractère important le cérotégument du type *Trimalaconothrus* se différencie des cérotéguments ordinaires. Les canalicules ressemblent à ceux des aires poreuses de l'ectostracum et ils ont vraisemblablement la même fonction respiratoire. Si le bouclier est vu à plat il semble ponctué, chacun de ses canalicules se projetant par un point. Sous lui la cuticule est ponctuée aussi, pour le même motif, mais d'une façon différente, moins densément et moins finement [1].

Le cérotégument du type *Trimalaconothrus* diffère encore des cérotéguments habituels par sa *biréfringence.* Il est optiquement négatif, uniaxe, avec son *Np* perpendiculaire en chaque point à la surface des boucliers. Entre nicols croisés un bouclier cérotégumentaire est donc obscur s'il est vu à plat et il s'éclaire quand on l'incline. Vu sur la tranche il est très lumineux.

Ainsi, dans le genre *Trimalaconothrus*, le cérotégument est d'un type triplement spécial. Le même type se retrouve dans le genre *Malaconothrus*, avec cette seule différence que les boucliers cérotégumentaires se détachent moins facilement. On ne le retrouve pas chez *Trhypochthonius* et *Trhypochthoniellus.*

Le cérotégument du type *Trimalaconothrus* est chimiquement analogue aux cérotéguments ordinaires. Il ne se dissout pas dans

1. Cette observation se rapporte à la région dorsale des adultes chez l'espèce (la plus grande du genre) que j'ai particulièrement étudiée.

l'eau de Javel tandis que la chitine de la cuticule sous-jacente, comme toutes les chitines, se dissout.

Il est précoce, et déjà présent sur les larves avant leur naissance. La viviparité des espèces de *Trimalaconothrus* permet de le constater sans peine car une larve de ce genre encore contenue dans le corps de la mère est bordée entre nicols par une ligne très brillante. Des boucliers cérotégumentaires biréfringents et poreux sont faciles à détacher de cette larve après le traitement par l'acide lactique et ils ne diffèrent de ceux des adultes et des nymphes que par leur moindre épaisseur.

Remarque finale. — La présente étude ne tient compte que d'observations simples, directes, générales. Une étude plus poussée du tégument exige l'emploi des colorants artificiels et l'examen en coupe mince. Comme il a été dit plus haut l'ectostracum est formé au moins de 2 couches très différentes et il faudra leur donner des noms. La plus externe de ces 2 couches est plus chromophile que l'autre. Aux articulations l'ectostracum subit des changements profonds, aussi bien dans sa morphologie que dans sa nature physico-chimique (décollements, présence d'une arthrochitine). Je reviendrai plus tard sur ces sujets.

Laboratoire de Zoologie du Muséum.

TRAVAUX CITÉS

1. — Michael (A. D.). British Oribatidae, vol. I (*Ray Society*, London, 1884).
2. — Grandjean (F.). Les Oribates de Jean Frédéric Hermann et de son père (*Ann. Soc. entom. France*, t. CV, p. 27 à 110, 1936).
3. — Grandjean (F.). Observations sur les Oribates, 17e série (*Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 2e série, t. XIX, p. 165 à 172, 1947).
4. — *Id.* Observation et conservation des très petits Arthropodes (*Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 2e série, t. XXI, p. 363 à 370, 1949).
5. — *Id.* Observations sur les Oribates, 19e série (*Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 2e série, t. XXI, p. 545 à 552, 1949).
6. — *Id.* Etude sur les *Zetorchestidae* (*Mém. Mus. nat. Hist. natur. Paris*, série A, Zoologie, t. IV, p. 1 à 50, 1951).